

中国石龙子雌体繁殖特征和卵孵化的地理变异^{*}

计翔^{**} 黄红英 胡晓忠 杜卫国 (杭州师范学院生命科学学院, 杭州 310036)

【摘要】 浙江丽水和广东韶关中国石龙子均年产单窝卵, 窝卵数、窝卵重和卵重均与雌体 SVL 呈正相关, 雌体头部形态、繁殖特征、产卵起始时间和卵孵化的热依赖性等有显著的地理变异。韶关石龙子产卵起始时间为 5 月中旬, 比丽水石龙子约早两周。韶关石龙子窝卵数较大、卵较小, 窝卵重与丽水石龙子无显著差异。韶关石龙子特定 SVL 的窝卵数比丽水石龙子多 2.8 枚卵。中国石龙子卵数量和大小之间有种群间权衡, 无种群内权衡, 同一种群内卵数量与卵大小无关。孵化温度影响石龙子孵出幼体的一些特征, 24℃ 孵出幼体比 32℃ 孵出幼体大、躯干发育好、剩余卵黄少。韶关 24℃ 孵出幼体的体重、躯干干重小于丽水幼体, 韶关 32℃ 孵出幼体的 SVL 小于丽水幼体、剩余卵黄大于丽水幼体, 表明适宜卵孵化温度范围有地理变异。丽水石龙子卵对极端高温和低温的耐受性较强, 适宜卵孵化温度范围较宽。

关键词 中国石龙子 雌性繁殖 卵孵化 地理变异

文章编号 1001-9332(2002)06-0680-05 **中图分类号** Q959.6⁺2 **文献标识码** A

Geographic variation in female reproductive characteristics and egg incubation of *Eumeces chinensis*. JI Xiang, HUANG Hongying, HU Xiaozhong, DU Weiguó (*School of Life Sciences, Hangzhou Normal College, Hangzhou 310036*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2002, 13(6): 680~684.

Geographic variation in female reproductive characteristics and egg incubation of Chinese skink (*Eumeces chinensis*) was studied by using two populations from eastern (Lishui, Zhejiang) and southern (Shaoguan, Guangdong) China, respectively. The results showed that female adults of the two populations both laid a single clutch per breeding season, and the clutch size, clutch mass, and egg mass had a positive correlation with female SVL. There was obvious geographic variation in head shape of females, reproductive characteristics, timing date of oviposition, and thermal dependence of egg incubation between two populations. Skinks from Shaoguan began to lay eggs in mid-May, approximately two weeks earlier than the timing date of skinks from Lishui. Skinks from Shaoguan produced more but smaller eggs. The size-specific (SVL) clutch size of skinks from Shaoguan outnumbered that of skinks from Lishui by 2.8 eggs. It implied there was a trade-off between the number and the size of offspring between populations, because there was no difference in size-specific clutch mass among skinks from both populations, and skinks within a population could produce larger clutches without a concomitant reduction in egg mass. Overall, compared to eggs incubated under 32℃, eggs incubated under 24℃ could produce larger (SVL) and well-developed hatchlings with less unutilized yolks. Compared to eggs from Lishui incubated under the same temperature of 24℃ and 32℃, eggs from Shaoguan produced hatchlings with smaller body wet mass and carcass dry mass. Accordingly, there was geographic variation in suitable range of incubation temperatures, and eggs laid by skinks from Lishui could successfully incubate in a wider range of temperatures.

Key words *Eumeces chinensis*, Female reproduction, Egg incubation, Geographic variation.

1 引言

中国石龙子 (*Eumeces chinensis*) 广泛分布于我国华南、华东和西南诸省, 在我国海南和台湾省以及越南亦有分布^[29]。本文作者和王培潮曾研究分布于浙江杭州和丽水的中国石龙子, 发现该种年产单窝卵; 窝卵数、窝卵重和卵重与雌体体长 (snout-vent length, SVL) 呈正相关; 卵数量和卵大小之间无显著的负相关性; 雌体通过减缓头部生长来强化躯干生长, 以增加腹腔空间和繁殖输出^[9, 15, 27]。由于各地环境条件的差异对蜥蜴生态学和生理学特征具有重要影响, 分布范围较广的蜥蜴, 可能显示个体大小、体形、生育力、卵大小和卵孵化热依赖性等方面的差

异^[1, 7]。因此, 比较不同地理种群来源的同种蜥蜴, 有助于阐明上述特征的种内地理变异。作者于 1997~2000 年收集了浙江丽水和广东韶关两地中国石龙子的雌体头、体大小、繁殖输出、卵大小和卵孵化数据, 旨在揭示这些特征是否存在种内地理变异。

2 材料与方法

2.1 供试材料

丽水石龙子于 1997 年、1998 年和 2000 年 4 月捕自丽水市三岩寺; 韶关石龙子于 1999 年 11 月~2000 年 4 月捕自韶

^{*} 浙江省青年人才专项基金、浙江省 151 人才基金和杭州市跨世纪人才基金资助项目 (RC97019)。

^{**} 通讯联系人。

2000-06-16 收稿, 2000-09-07 接受。

关市十里亭. 动物带回杭州实验室测量、称重、鉴定性别、记录断尾情况. 体长为吻端至泄殖腔孔前缘间距, 头长为吻端至外耳道前缘间距, 头宽为左右颌关节间距.

2.2 研究方法

2.2.1 动物饲养和产卵 产卵雌体和部分成年雄体被饲养在实验室内的蜥蜴专用玻璃缸(长宽高为 900mm × 650mm × 500mm)内, 每缸石龙子总数不超过 15 条, 石龙子能在其中自由取食足量的面包虫(*Tenebrio molitor* larvae). 定期在饮水中添加德国产爬行动物专用复合微量元素(Nektorr Rep)、儿童钙粉和 21 金维他等, 保证石龙子全面的营养需求. 缸一端悬挂一只 300W 灯泡, 作为石龙子体温调节的外热源.

中国石龙子雌体对产卵巢址要求严格, 通常产卵于潮湿土壤或洞穴中^[27]. 当受到惊扰时, 产卵雌体会在输卵管内延长卵滞留时间, 导致卵内胚胎死亡和产出卵大小异常, 或将已产出的卵吃掉. 另外, 该种产卵壳极薄的柔性卵, 极易从环境中吸收水分, 导致新生卵在产后较短的时间内有明显的重量变化^[12]. 因此, 本文仅报道产后 2h 内收集完整的新生卵大小和重量. 相对窝卵重(relative clutch mass, RCM)用两种方法表示: RCM₁ 用窝卵重/雌体产后体重表示^[19], RCM₂ 用窝卵重/(窝卵重+雌体产后体重)表示^[18, 26].

2.2.2 卵孵化和幼体特征测定 部分卵在 24 和 32 中恒温孵化, 潮湿蛭石(vermiculite)作为孵化基质, 同窝卵尽可能均匀分布在不同的温度中孵化. 卵孵化的步骤详见计翔等^[10, 13]. 幼体出壳 1h 内收集和称重. 随后, 所有幼体被冰冻处理. 冰冻幼体被解冻后, 测量体长、尾长、头长、头宽, 分离成躯干和剩余卵黄, 65 °C 烘箱中干燥至恒重.

2.2.3 数据处理 所有数据在统计检验前, 用 Kolmogorov-Smirnov 和 F-max (Statistica 统计软件包) 分别检验其正态性和方差同质性. 部分数据经过 Log_e 转化后符合参数检验的条件. 用线性回归、单向(One-way)和双向(Two-way)协方差分析(ANCOVA)、单向和双向方差分析(ANOVA)和偏相关分析等处理相应的数据; 比较矫正平均值前, 检验斜率的均一性. 显著性水平设置为 $P = 0.05$.

3 结果与分析

3.1 产卵雌体头、体大小和繁殖特征

表 1 华南、华东两种群中国石龙子雌体繁殖特征比较

Table 1 Comparison of reproductive characteristics between female *Eumeces chinensis* from two populations in eastern and southern China

项目 Item	广东韶关 Shaoguan, Guangdong			浙江丽水 Lishui, Zhejiang		
	N	平均值 ±标准误 Mean ±SE	范围 Range	N	平均值 ±标准误 Mean ±SE	范围 Range
体长 Snout-vent length(mm)	38	109.0 ±1.1	88.7~119.1	158	103.5 ±0.5	88.1~118.7
头长 Head length(mm)	38	18.6 ±0.2	17.1~20.7	127	17.7 ±0.1	15.2~20.1
头宽 Head width(mm)	38	13.5 ±0.1	12.0~15.3	127	12.7 ±0.1	10.2~15.7
卵重量 Egg mass(g)	12	0.56 ±0.03	0.39~0.74	66	0.66 ±0.01	0.42~1.10
卵长径 Egg length(mm)	12	13.5 ±0.3	11.6~15.7	66	14.1 ±0.1	11.9~16.4
卵短径 Egg width(mm)	12	8.6 ±0.1	8.0~9.4	66	9.0 ±0.05	8.1~10.2
卵短径/卵长径 Egg width/ Egg length(mm)	12	0.64 ±0.01	0.58~0.69	66	0.64 ±0.005	0.56~0.76
窝卵数 Clutch size(ind.)	38	19.9 ±0.9	11~38	158	15.3 ±0.3	8~25
窝卵重 Clutch mass(g)	12	11.9 ±0.9	7.5~15.3	66	10.5 ±0.4	5.2~19.0
RCM ₁	12	0.37 ±0.03	0.23~0.55	66	0.50 ±0.02	0.23~0.78
RCM ₂	12	0.27 ±0.02	0.19~0.36	66	0.33 ±0.01	0.19~0.44

韶关产卵雌体平均 SVL 大于丽水雌体(ANCOVA, $F_{1,194} = 23.51$, $P < 0.0001$) (表 1). 以 SVL 为协变量的 ANCOVA 表明, 韶关雌体头长略大于丽水雌体($F_{1,162} = 8.12$, $P = 0.005$); 丽水和韶关雌体头宽无显著差异($F_{1,162} = 2.94$, $P = 0.088$). 设置 SVL 为 105mm 时, 韶关和丽水雌体头长的矫正平均值分别为 18.1mm 和 17.8mm(表 1).

韶关和丽水产卵雌体平均 SVL 的差异(韶关 > 丽水)可能与抽样偏差有关, 因为韶关和丽水产卵雌体的最小和最大 SVL 是相近的(表 1). 同其它蜥蜴一样^[4, 7, 14, 15, 19, 25], 中国石龙子雌体以缓减头部生长相对加速躯干生长, 从而增加腹腔空间和繁殖输出(窝卵重). 而韶关产卵雌体头长略大于丽水雌体是否表明该地雌体具有相对较小的躯干和繁殖输出, 有待进一步查明. 两地产卵雌体头长的差异呈显著, 但对腹腔空间的影响可能较小. 中国石龙子属于最大程度利用腹腔空间进行繁殖的蜥蜴^[15]. 丽水和韶关石龙子的窝卵重无显著差异, 表明两地石龙子腹腔空间的相对大小十分相近, 韶关产卵雌体略为较大的头长对腹腔空间和繁殖输出无显著影响.

丽水和韶关石龙子均年产单窝卵. 韶关石龙子产卵时间为 5 月中旬至 6 月, 比丽水石龙子产卵起始时间(5 月末)约早两周^[15]. 丽水石龙子窝卵数年间差异显著(Log_e 转化, ANCOVA, $F_{2,154} = 7.60$, $P < 0.001$); 设置 SVL 为 105mm 时, 1997 年、1998 年和 2000 年窝卵数的矫正平均值分别为 14.2、17.0 和 15.4 枚卵. 1997 年和 1998 年丽水石龙子卵重量无显著差异(Log_e 转化, ANCOVA, $F_{1,62} = 0.03$, $P < 0.857$). 表 1 为丽水石龙子 3 年合并数据.

韶关石龙子窝卵数(Log_e 转化, $r^2 = 0.21$, $F_{1,36} = 9.51$, $P < 0.004$)、窝卵重(Log_e 转化, $r^2 = 0.42$, $F_{1,10} = 7.29$, $P < 0.02$) 和卵重($r^2 = 0.33$, $F_{1,10} = 4.93$, $P < 0.05$) 均与雌体 SVL 呈正相关. 这与丽水

石龙子相似^[15]。偏相关分析韶关雌体 SVL、窝卵数和卵大小(重量)之间关系显示卵大小与窝卵数($r = -0.22, t = 0.67, df = 9, P = 0.518$)无显著相关性,表明卵大小与雌体 SVL 呈正相关($r = 0.60, t = 2.26, df = 9, P = 0.05$),亦与丽水石龙子相似^[15]。

韶关石龙子窝卵数显著大于丽水石龙子(Log_e转化, ANCOVA, $F_{1,193} = 15.10, P < 0.0001$);设置 SVL 为 105mm 时,韶关和丽水石龙子窝卵数的矫正平均值分别为 18.5 和 15.7 枚卵,韶关石龙子窝卵数比丽水石龙子多 2.8 枚卵(图 1A)。韶关和丽水石龙子窝卵重无显著的差异(ANCOVA, $F_{1,75} = 0.31, P = 0.577$)。韶关石龙子的卵重显著小于丽水石龙子(ANCOVA, $F_{1,75} = 23.21, P < 0.0001$) (表 1);设 SVL 为 105mm 时,韶关和丽水石龙子卵重的矫正平均值分别为 0.52g 和 0.67g(图 1B)。

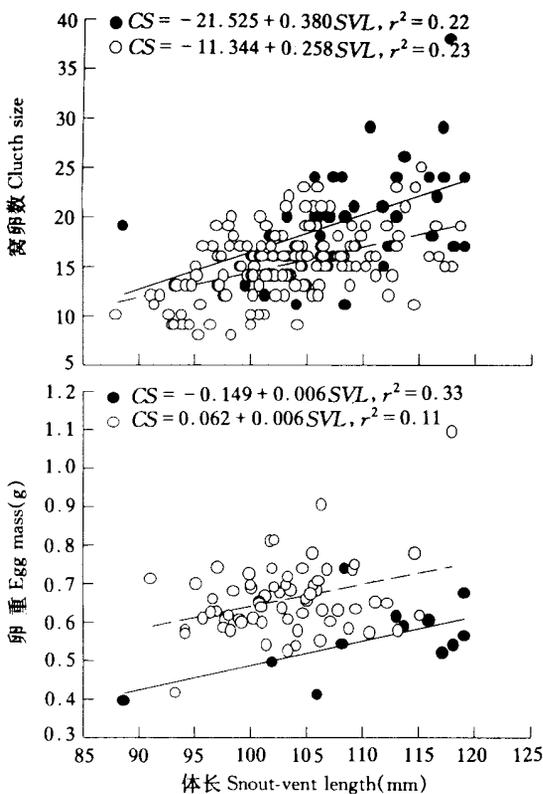


图 1 中国石龙子窝卵数和卵大小与雌体体长的回归
Fig. 1 Regressions of clutch size and egg size on female SVL in *Eumeces chinensis*.
韶关 Shaoguan, Guangdong; ° 丽水 Lishui, Zhejiang. 下同 The same below.

蜥蜴后代的大小与其生存^[6,22]、生长^[20]、运动^[5,20,21]、避敌^[28]、摄食^[2]和社群地位^[8]等有关,而后代大小和数量之间的权衡受生育力选择(后代较小、较多但生存力低)和生存选择(后代较大、较少但生存力高)及其相互作用的影响^[20,22,23]。生活于温

度较低、活动季节较短地区的蜥蜴产较大的卵具有重要的生态学意义:1)较大的卵孵出较大的幼体;2)较大的幼体有相对较好的功能表现(如运动、生长、避敌和摄食等),对提高生活于年均温度较低、活动季节较短的蜥蜴幼体的野外生存几率尤其重要^[5,10,11]。丽水年平均温度低于韶关,越冬期较长,石龙子年活动时间短于韶关石龙子。因此,丽水石龙子产较大的卵对于确保孵出幼体当年越冬前能生长到一定的大小、储存足够的越冬能量和提高早期存活率十分重要。韶关年均温度较高,产卵较早,孵出幼体越冬前生长期较长、越冬期较短,故该地石龙子雌体在权衡卵数量和卵大小时更多地兼顾生育力,产数量较多的小型卵。

本研究结果表明,中国石龙子卵数量和大小之间的权衡存在于种群间而非种群内。如韶关石龙子卵较小但数量多,丽水石龙子卵较大但数量少,但同一种群内卵大小与窝卵数之间均无显著的负相关性,表明缺乏卵数量和大小的种群内权衡。丽水石龙子的窝卵数有显著的年间差异,但卵重量的年间变化不显著,进一步证明中国石龙子同一种群内不存在显著的卵数量和大小之间的权衡。中国石龙子雌体大小是繁殖投入大小的主要决定因子:较大的雌体年生育力较高、卵较大、窝卵重较大。

3.2 温度对卵孵化的影响

双向 ANOVA 显示孵化温度 ($F_{1,267} = 7799.96, P < 0.0001$)和地理因素 ($F_{1,267} = 6.97, P < 0.009$)显著影响孵化期。韶关石龙子 24 孵化期比 32 约长 23.5d,丽水石龙子 24 孵化期比 32 约长 22.5d;同一温度条件下,韶关石龙子孵化期比丽水石龙子长(表 2)。

孵化卵初始重为协变量的双向 ANCOVA 表明,1)孵化温度显著影响孵出幼体湿重 ($F_{1,266} = 4.93, P = 0.027$)、躯干干重 ($F_{1,266} = 13.30, P < 0.001$)、剩余卵黄干重 ($F_{1,266} = 25.08, P < 0.0001$)和 SVL ($F_{1,266} = 13.95, P < 0.001$);2)地理因素对孵出幼体湿重无显著的影响 ($F_{1,266} = 3.49, P = 0.063$),但显著影响孵出幼体躯干干重 ($F_{1,266} = 5.71, P = 0.017$)、剩余卵黄干重 ($F_{1,266} = 12.33, P < 0.001$)和 SVL ($F_{1,266} = 16.89, P < 0.0001$);3)孵化温度和地理因素对孵出幼体干重(温度: $F_{1,266} = 2.41, P = 0.122$;地理因素: $F_{1,266} = 0.38, P = 0.536$)和尾长(温度: $F_{1,266} = 0.82, P = 0.367$;地理因素: $F_{1,266} = 0.34, P = 0.557$)无显著的影响。ANCOVA 去除入孵卵重量的影响后发现:1)24 孵出幼体湿重、躯干干重和 SVL 大于 32 孵

出幼体,剩余卵黄干重小于 32 孵出幼体;2) 丽水石龙子孵出幼体躯干干重和 SVL 大于韶关幼体,剩余卵黄干重小于韶关幼体.

韶关 24 孵出幼体体重 (ANCOVA, $F_{1,134} =$

表 2 孵化温度对孵化期及孵出幼体大小和形态的影响
Table 2 Effects of incubation temperature on incubation period and hatching traits of *Eumeces chinensis*

项目 Item	24		32	
	韶 关 Shaoguan (n = 16)	丽 水 Lishui (n = 121)	韶 关 Shaoguan (n = 22)	丽 水 Lishui (n = 112)
入孵卵重 (g) Initial egg mass	0.63 ± 0.02 (0.51 ~ 0.71)	0.68 ± 0.01 (0.53 ~ 0.91)	0.63 ± 0.01 (0.55 ~ 0.72)	0.67 ± 0.01 (0.51 ~ 1.04)
孵化期 (d) Incubation period	43.0 ± 0.7 (37.8 ~ 48.1)	41.6 ± 0.2 (35.5 ~ 45.8)	19.5 ± 0.5 (17.5 ~ 25.7)	19.1 ± 0.1 (16.3 ~ 22.1)
孵出幼体 Hatchling				
体 长 (mm) Snout-vent length	28.9 ± 0.3 (26.8 ~ 30.3)	29.8 ± 0.1 (23.0 ~ 32.4)	27.7 ± 0.4 (22.6 ~ 29.8)	29.3 ± 0.1 (25.0 ~ 31.7)
尾 长 (mm) Tail length	36.2 ± 0.8 (31.3 ~ 41.7)	35.7 ± 0.3 (25.8 ~ 42.2)	35.0 ± 0.7 (27.5 ~ 40.3)	36.0 ± 0.3 (26.7 ~ 41.5)
头 长 (mm) Head length	7.6 ± 0.06 (7.1 ~ 8.1)	7.4 ± 0.03 (6.0 ~ 8.0)	7.4 ± 0.1 (6.3 ~ 7.9)	7.3 ± 0.02 (6.6 ~ 7.8)
头 宽 (mm) Head length	5.1 ± 0.04 (4.9 ~ 5.5)	5.2 ± 0.02 (4.1 ~ 5.9)	5.0 ± 0.04 (5.6 ~ 5.4)	4.9 ± 0.02 (4.0 ~ 5.3)
体湿重 (g) Body wet mass	0.63 ± 0.01 (0.56 ~ 0.70)	0.68 ± 0.01 (0.54 ~ 0.94)	0.62 ± 0.01 (0.53 ~ 0.68)	0.65 ± 0.01 (0.50 ~ 0.85)
体干重 (g) Body dry mass	0.134 ± 0.003 (0.117 ~ 0.151)	0.146 ± 0.002 (0.091 ~ 0.201)	0.141 ± 0.004 (0.108 ~ 0.202)	0.145 ± 0.002 (0.064 ~ 0.202)
躯干干重 (g) Carcass dry mass	0.116 ± 0.003 (0.096 ~ 0.136)	0.130 ± 0.002 (0.080 ~ 0.178)	0.110 ± 0.004 (0.077 ~ 0.156)	0.118 ± 0.002 (0.061 ~ 0.159)
剩余卵黄干重 (g) Residual yolk dry mass	0.017 ± 0.003 (0.006 ~ 0.041)	0.015 ± 0.001 (0.001 ~ 0.048)	0.031 ± 0.003 (0.010 ~ 0.055)	0.021 ± 0.001 (0.005 ~ 0.064)

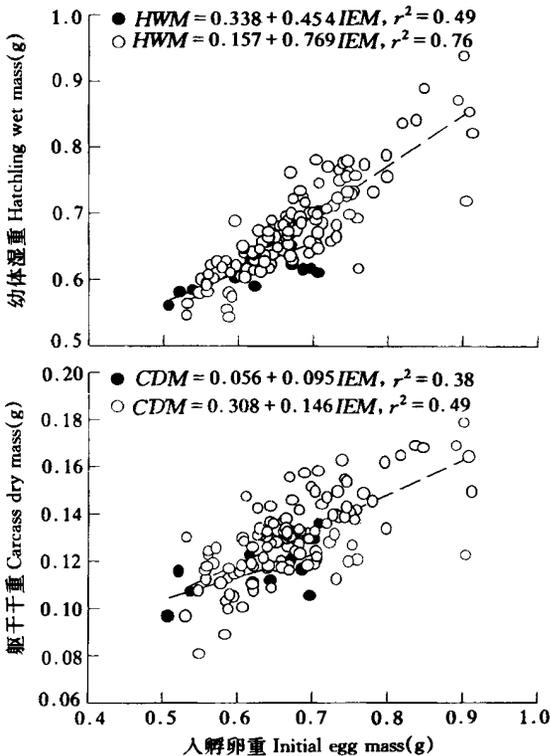


图 2 中国石龙子 24 孵出幼体体重和躯干干重与入孵卵重量的回归
Fig. 2 Regressions of wet body mass and carcass dry mass on initial egg mass for hatchling from eggs incubated at 24

4.09, $P = 0.040$; 图 2A)、躯干干重 (ANCOVA, $F_{1,134} = 5.27, P = 0.023$; 图 2B) 显著小于同一温度孵出的丽水幼体; 24 孵出的两地幼体 SVL、尾长、幼体干重和剩余卵黄干重无显著差异 (ANCOVA, $P > 0.084$). 韶关 32 孵出幼体 SVL 小于同一温度孵出的丽水幼体 (ANCOVA, $F_{1,132} = 15.69, P < 0.001$; 图 3A), 剩余卵黄大于同一温度孵出的丽水幼体 (ANCOVA, $F_{1,132} = 13.63, P < 0.001$; 图 3B); 32 孵出的两地幼体体重、干重、躯干干重、尾长无显著差异 (ANCOVA, $P > 0.187$).

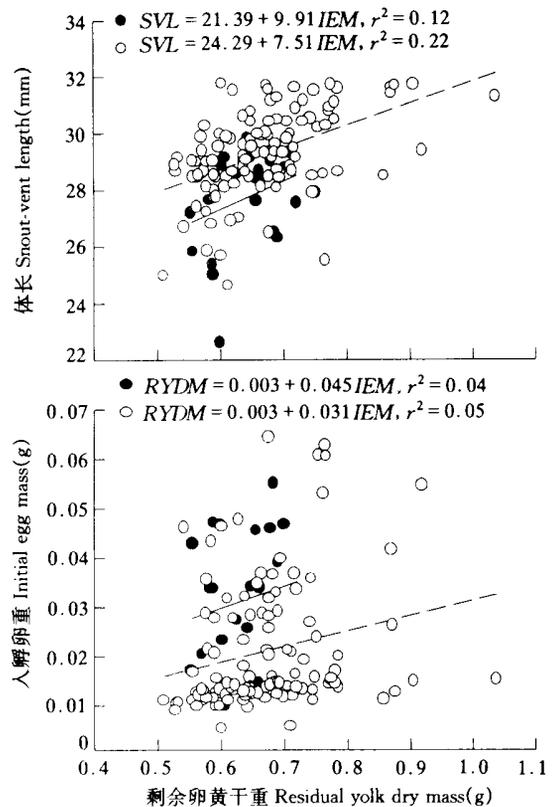


图 3 中国石龙子 32 孵出幼体的体长和剩余卵黄干重与入孵卵重量间的回归
Fig. 3 Regressions of snout-vent length and residual yolk dry mass on initial egg mass for hatchling from eggs incubated at 32

高温 (32) 孵出的中国石龙子幼体较小, 有较多的未被动用卵黄. 这是所有已被研究的有鳞类爬行动物的共同特点 [3, 10, 16, 17, 24]. 温度对孵出幼体个体大小的影响部分地与幼体躯干的发育状况有关, 32 孵出的幼体个体较小显然与胚胎卵黄利用不充分、幼体躯干发育较差有关. 韶关 32 孵出幼体比丽水幼体小 (SVL) 且有更多的剩余卵黄, 表明韶关石龙子的胚胎对高温的耐受性比丽水石龙子差. 24 孵出的韶关幼体躯干发育比丽水幼体差, 表明韶关石龙子的胚胎对低温的耐受性亦比丽水石龙子差. 这

些结果说明,中国石龙子适宜的卵孵化温度范围有地理变异,丽水石龙子具有比韶关石龙子更宽的适宜卵孵化温度范围.生活在年均温度较低但温度波动较大环境中的中国石龙子的胚胎对极端高、低温度的耐受性较强.

4 结 论

4.1 丽水和韶关中国石龙子产卵雌体的头部形态、窝卵数、卵大小和卵孵化的热依赖性有显著的地理差异.丽水和韶关石龙子的窝卵重无显著差异,表明两地石龙子腹腔空间的相对大小十分相近,腹腔空间可得性能限制该种的繁殖输出.

4.2 丽水中国石龙子产数量较少的大型卵,有利于孵出幼体当年越冬前能够生长到一定的大小,储存足够的越冬能量和提高早期存活率.韶关中国石龙子雌体在权衡卵数量和大小关系时更多地兼顾生育力,产数量较多的小型卵.

4.3 中国石龙子卵数量和大小间的权衡存在于种群间而非种群内,同一种群内卵大小与窝卵数之间均无显著的负相关性.中国石龙子雌体大小是繁殖投入大小的主要决定因子,较大的雌体年生育力较高、卵较大、窝卵重较大.

4.4 高温孵出的中国石龙子幼体较小、剩余卵黄较多.孵出幼体个体大小部分地与幼体躯干的发育状况有关,高温孵出的幼体个体较小与胚胎卵黄利用不充分、躯干发育较差有关.丽水石龙子卵对低温和高温的耐受性比韶关石龙子强,因而具有较宽的适宜孵化温度范围.

参考文献

- Adolph SC, Porter WP. 1993. Temperature, activity, and lizard life histories. *Amer Nat*, **142**:273 ~ 295
- Avery RA, Bedford JD, Newcombe CP. 1982. The role of thermoregulation in lizard biology: Predatory efficiency in a temperature diurnal basker. *Behav Ecol Sociobiol*, **11**:261 ~ 267
- Beuchat CA. 1988. Temperature effects during gestation in a viviparous lizard. *J Therm Biol*, **13**:135 ~ 142
- Braña F. 1996. Sexual dimorphism in lacertid lizards: Male head increase vs female abdomen increase? *Oikos*, **75**:511 ~ 523
- Braña F, Ji X (计翔). 2000. Influence of incubation temperature on morphology, locomotor performance, and early growth of hatchling wall lizards (*Podarcis muralis*). *J Exp Zool*, **286**:422 ~ 433
- Ferguson GW, Fox SF. 1984. Annual variation and survival advantage of large juvenile side-blotched lizards, *Uta stansburiana*: Its causes and evolutionary significance. *Evolution*, **38**:342 ~ 349
- Forsman A, Shine R. 1995. Parallel geographic variation in body shape and reproductive life history within the Australian scincid lizard *Lampropholis delicata*. *Func Ecol*, **9**:818 ~ 828
- Garland Jr, Hankins E, Huey RB. 1990. Locomotor capacity and social dominance in adult male lizards. *Func Ecol*, **4**:243 ~ 250
- Ji X (计翔). 1994. Sexual dimorphism in body and head size in the skink, *Eumeces chinensis*. *J Hangzhou Normal Coll* (杭州师范学院学报), **11** (6):79 ~ 84 (in Chinese)
- Ji X (计翔), Braña F. 1999. The influence of thermal and hydric environments on embryonic use of energy and nutrients, and hatchling traits, in the wall lizards (*Podarcis muralis*). *Comp Biochem Physiol*, **124A**:205 ~ 213
- Ji X (计翔), Braña F. 2000. Among clutch variation in reproductive output and egg size in the wall lizard (*Podarcis muralis*) from a lowland population of northern Spain. *J Herpetol*, **34**:54 ~ 60
- Ji X (计翔), Fu S-Y (傅水玉), Zhang H-S (张华松), et al. 1996. Material and energy budget during incubation in a Chinese skink, *Eumeces chinensis*. *Amphibian Reptilia*, **17**:209 ~ 216
- Ji X (计翔), Xu X-F (许雪峰), Lin Z-H (林植华). 1999. Influence of incubation temperature on characteristics of *Dinodon rufozonatum* (reptilia: colubridae) hatchlings, with comments on the function of residual yolk. *Zool Res* (动物学研究), **20** (5):342 ~ 346 (in Chinese)
- Ji X (计翔), Zhou W-H (周文辉), He G-B (贺国标), et al. 1998. Sexual dimorphism and female reproduction in the grass lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Russ J Herpetol*, **5**:44 ~ 48
- Lin Z-H (林植华), Ji X (计翔). 2000. Food habits, sexual dimorphism and female reproduction of the skink (*Eumeces chinensis*). *Acta Ecol Sin* (生态学报), **20**:304 ~ 310 (in Chinese)
- Phillips JA, Packard GC. 1994. Influence of temperature and moisture on eggs and embryos of the white-throated savanna monitor *Varanus albigularis*: Implications for conservation. *Biol Conserv*, **69**:131 ~ 136
- Phillips JA, Garel A, Packard GC, et al. 1990. Influence of moisture and temperature on eggs and embryos of green iguanas (*Iguana iguana*). *Herpetologica*, **46**:238 ~ 245
- Seigel RA, Fitch HS. 1984. Ecological patterns of relative clutch mass in snakes. *Oecologia*, **61**:293 ~ 301
- Shine R. 1992. Relative clutch mass and body shape in lizards and snakes: Its reproductive investment constrained or optimized? *Evolution*, **46**:828 ~ 833
- Sinervo B. 1990. The evolution of maternal investment in lizards: An experimental and comparative analysis of egg size and its effects on offspring performance. *Evolution*, **44**:279 ~ 294
- Sinervo B, Adolph SC. 1989. Thermal physiology of growth in hatchling *Sceloporus* lizards: Behavioural environmental genetic aspects. *Oecologia*, **78**:411 ~ 417
- Sinervo B, Doughty P, Huey RB, et al. 1992. Allometric engineering: A causal analysis of natural selection on offspring size. *Science*, **258**:1927 ~ 1930
- Smith CC, Fretwell SD. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *Amer Nat*, **108**:499 ~ 506
- Van Damme R, Bauwens D, Braña F, et al. 1992. Incubation temperature differentially affects hatching time, egg survival, and hatchling performance in the lizard *Podarcis muralis*. *Herpetologica*, **48**:220 ~ 228
- Vitt LJ, Congdon JD. 1978. Body shape, reproductive efforts, and relative clutch mass in lizards: Resolution of a paradox. *Amer Nat*, **112**:595 ~ 608
- Vitt LJ, Price HJ. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. *Herpetologica*, **38**:237 ~ 255
- Wang B-C (王培潮). 1966. Studies on the ecology of four species of lizards in Hangchow. Breeding. *Acta Zool Sin* (动物学报), **19**:170 ~ 186 (in Chinese)
- Webb PV. 1986. Locomotor and predator-prey relationships. In: Feder ME, Lauder GV eds. Perspectives and Approaches From the Study of Lower Vertebrates. Chicago: Chicago University Press. 24 ~ 41
- Zhao EM, Adler K. 1993. Herpetology of China. Oxford: Published by Society of the Study of Amphibians and Reptiles. 521.

作者简介 计翔,男,1963年生,博士,教授,主要从事两栖爬行动物进化生物学、繁殖生物学和生理生态学研究,发表论文60余篇. Tel :0571-88804145, E-mail :xji@mail. hz. zj. cn